植 物 分 类 与 资 源 学 报 2015, **37** (3): 309~317
Plant Diversity and Resources DOI: 10.7677/ynzwyj201514107

滇石栎沿纬度梯度叶片功能性状的种内变化*

苏文华, 施 展, 杨 波, 杨建军, 赵冠华, 周 睿
(云南大学生态学与地植物学研究所, 昆明 650091)

摘要: 对滇石栎分布区的南部边缘到北部边缘的 8 个种群进行取样, 分析叶片的比叶重、叶密度、低温敏感度和 F_v/F_m 4 个功能性状的变异及其相关性, 主要探讨叶片功能性状的种内变化程度, 种群、个体和叶片间的差异对功能性状变异的相对贡献, 以及种群叶片功能性状变化与生境纬度和气温的关系。研究结果显示, 4 个功能性状的种内变异系数分别为 16.0%、17.7%、21.1% 和 4.01%。种内的变异源来自种群、个体和叶片间的差异, 其中种群间和叶片间的差异贡献最大。生境气温与比叶重和 F_v/F_m 分别有显著的负相关和正相关关系, 与叶密度和低温敏感度分别呈开口向下和开口向上的抛物线变化。在 4 个性状的主成份分析显示, 没有一个种群更靠近第 1 和第 2 主成份的原点, 分布区边缘种群位于第一轴的两侧。研究结果表明, 物种在分布区内为适应环境变化叶片功能性状产生变化, 没有一个种群可代表物种水平上的叶片功能性状数量特征。在研究植物种功能性状的平均值或进行功能性状的种间比较时, 种内变异不能被忽视。

关键词: 比叶重; 干物质含量; 耐霜力; F_v/F_m; 分布区
中图分类号: Q 945 **文献标志码**: A **文章编号**: 2095-0845(2015)03-309-09

Intraspecific Functional Trait Variation in a Tree Species (*Lithocarpus dealbatus*) along Latitude

SU Wen-hua, SHI Zhan, YANG Bo, YANG Jian-jun, ZHAO Gun-hua, ZHOU Rui
(*Institute of Ecology and Geobotany*, *Yunnan University*, Kunming 650091, China)

Abstract: We quantified intraspecific variation and covariation of leaf mass per area (LMA), leaf dry matter concentration (LD), leaf frost sensitivity (LFS) and F_v/F_m of leaves of 8 *Lithocarpus dealbatus* populations across the geographical distribution from north to south to determine the magnitude and whether it is related to environmental conditions, latitude and mean annual temperature. The results showed that the total variation (coefficient of variation) of LMA, LD, LFS and F_v/F_m were 16.0%, 17.7%, 21.1% and 4.01% respectively. The total intraspecific variation was contributed by the difference among populations, individuals and leaves. The difference among populations accounted for the largest total variation in LMA, LD and F_v/F_m, whereas the difference among leaves accounted for the largest total variation in LFS. On population level, LMA was significantly positive related to the latitude and F_v/F_m was significantly negative, but LD and LFS were not related to the latitude. LMA decreased while F_v/F_m increased significantly with the increase of mean annual temperature. LD was a downward quadratic variation, and LFS was upward with the increase of mean annual temperature. The principal component analysis of four functional traits showed that no population was located nearer to the origin of the first and second principal component, and populations at the edge of distribution area located at both sides of the first principal component axis. The results suggested that the environmental variation in the distribution could cause intraspecific variation of functional traits. There is no population could represent a species in functional traits. When an average trait value for species is considered and trait comparisons are done among species, intraspecific variation of traits could not be ignored.

* 基金项目: 国家自然科学基金 (31260111)
收稿日期: 2014-07-25, 2014-09-29 接受发表
作者简介: 苏文华 (1962-) 男, 教授, 主要从事植物生态学研究。E-mail: whsu@ynu.edu.cn

Key words: Leaf mass per area; Leaf dry matter concentration; Leaf frost sensitivity; F_v/F_m; Distribution area

作为可测量的个体性状，植物功能性状因其可直接或间接地影响植物的适合度（Lavorel 等，1997；Violle 等，2007），被用作为植物与环境关系的可见和可度量的指标或参数，可反映植物对生长环境的响应和适应（McIntyre 等，1999）。通过功能性状可将物种、群落结构和生态系统结构与不同空间尺度的生态过程及生态功能联系起来，揭示植物物种、群落和生态系统沿环境梯度的变化规律（Diaz 和 Cabido，2001；McGill 等，2006；Westoby 和 Wright，2006），植物功能性状及相关研究在过去十年中一直是植物生态学研究的热点领域之一。物种间功能性状数量值的对比被广泛用来研究功能性状沿环境梯度的变化或性状间的权衡（Reich 等，2003；Diaz 等，2004；Thuiller 等，2004；Wright 等，2005）。目前的研究通常是一两个种群的少数个体测量平均值代表物种。Cornelissen 等（2003）为了能总结出物种功能性状变化规律，提出了世界范围标准化采样方法，大多数功能性状都只推荐一个物种 10 株植物，每株 3~10 个测量器官。尽管植物功能性状在种间和种内都会变化，而对物种功能性状种内的变化了解不多（Alonso 和 Herrera，2001；Hulshof 和 Swenson，2010；Albert 等，2010；Fajardo 和 Piper，2011）。最近的研究显示，当考虑种内变化后，原来性状参数间的关系以及沿环境梯度物种性状的变化模式都可能要发生相当程度的变化（Cianciaruso 等，2009；Hulshof 和 Swenson，2010；Messier 等，2010）。种内功能性状变化已被发现会对群落和生态系统特征（Poorter 等，2009），如养分和碳循环（Diaz 等，2007）产生显著地影响。

在环境梯度上植物功能性状的变化不仅受到环境的影响，还受系统发育的影响（Falsenstein，1985；Wright 等，2007）。在种内水平的研究可以弱化系统发育的影响，凸显环境对功能性状变化的影响。已开展的种内功能性状变化的研究多强调环境梯度，如纬度、经度和海拔的变化（Cordell 等，1998；Ryser 和 Aeschlimann，1999）。但少有考虑个体在该物种分布区内的相对位置，如边缘区和分布中心区等位置对功能性状的影响，有的研究区域只涉及分布区的局部，研究结果对种内功能性状变化的程度和方式的了解是有限的。此外，植物物种自然分布区及其成因也是生态学关注的热点问题之一（Guisan 和 Thuiller，2005；Chuine，2010），揭示种内功能性状在分布区内从中心区到边缘区的变化有助于解释物种分布区范围的形成机制（Chuine，2010）。

滇石栎（*Lithocarpus dealbatus*）为壳斗科石栎属常绿乔木，是中国西南亚热带半湿润常绿阔叶林的优势和常见物种，分布区主要从云南南部到四川南部，贵州西部至高黎贡山西坡，海拔 1 400~2 500 m 的亚热带区域，老挝、越南和泰国也有零星分布（徐永椿等，1990）。根据中国数字化标本馆 130 份标本采集地的信息，分布区的最南边大致在云南红河州屏边县、临沧永德县，最北至四川凉山州冕宁县。

本文对滇石栎分布区域的南部边缘到北部边缘的 8 个种群进行取样，测定叶片的比叶重、叶密度、低温敏感性和与光合作用有关的 F_v/F_m 4 个功能性状，揭示其叶片功能性状的种内变化程度沿纬度的变化规律；探讨不同地点种群间，同一种群个体间和同一个体叶片间的差异及其在总的种内变异中的相对贡献；生境气温差异与种内叶片功能性状变化的关系。

1 研究方法

1.1 野外调查及样品采集处理

采样从滇石栎分布区的最南边缘云南红河州屏边县（N23°22′），到最北边缘四川凉山州冕宁县（N28°33′），中间分别在云南通海县、新平县、昆明市和武定县，以及四川会理县、德昌县各选一种群，共 8 个地点（表 1）。南北直线距离约 400 km，气候带跨越了中亚热带和北亚热带。南北年均气温有约 5 ℃的差异，最冷月均温也有约 5 ℃的差异，年均降水量有 300 mm 以上的差异（表 1）。

为了使数据能整合到世界叶片功能性状数据库，采样以 Cornelissen 等（2003）制定的世界范围植物功能性状标准化采样方法为基础，针对本研究的需要作了调整。每个地点选择能被阳光照射到侧面的 30 株滇石栎植株，用高枝剪在 3~5 m 高处剪取有 30~50 片叶且没有被遮阴的枝条，选取 9 片完全展开、没有病虫害的当年生叶片装入自封袋带回室内。当日用 0.001 g 的电子秤、0.001 mm 的电子千分尺和叶面积仪测定叶片鲜重、厚

度、面积，叶片在烘箱 70 ℃烘至恒重，测量其干重。从植株采集的叶片随即暗适应 4 h 后，用叶绿素荧光仪（PAM 2000，Walz，Germany）测定 F_v/F_m。比叶重是叶片单位面积的重量，为叶片干重除以其面积（Cornelissen 等，2003）。低温敏感度以叶片 -8 ℃处理 14 h 后的电导流失率百分数（PEL）表示（Cornelissen 等，2003），百分数越高越容易受低温危害。如采集当天不能测量低温敏感度时，叶片被放入 1~4 ℃的冷藏箱在 24 h 内返回实验室。叶密度按 Shipley 和 Vu（2002）方法计算，为叶片干重除以其体积（面积乘厚度）。

采样地点的气候数据为最近气象站的气象数据，其中温度数据依据气象站与采样点海拔差，以海拔每升高 100 m 下降 0.6 ℃的气温海拔递减率（吴宁和罗鹏译，2009）修订。

1.3　数据分析

每个地点（种群）内选择 30 株个体，每个体选 30~50 片叶的 1 个枝条，枝条上有代表性的 6 片叶被取样进行叶片功能性状分析。其中随机选择 3 片叶，每片分别测量叶片面积、厚度、鲜重和干重，计算比叶重和叶密度，其余 3 片进行叶绿素荧光分析和耐霜力分析。各功能性状共测量了 240 个植株的 720 片叶。

为了同时获得不同空间尺度上滇石栎叶片功能性状数值的差异情况，采用了地点（种群）、个体（植株）、叶片依次嵌套的嵌套方差分析（Sokal 和 Rohlf，2001）。在不同尺度检验的差异显著性，计算出不同空间尺度的变异对种内总变异的贡献率。性状的变异程度以变异系数表示。所有统计分析是在 SPSS13.0 软件中进行。

2　研究结果

2.1　种内叶片功能性状变异

滇石栎叶片的比叶重、叶密度和 F_v/F_m 以及低温敏感度平均值分别为 126.97 g/m^2、485.92 kg/m^3、0.78 和 51.4%，但四个功能性状数值在从分布区南到北的 8 个种群间存在较大的变异（表 2），总的变异系数分别为 15.97%、17.73%、4.01%和 21.09%。比叶重、叶密度和 F_v/F_m 主要变异来自不同地点种群间的差异，分别占总变异的 43.4%、67.2%和 43.9%（表 3），而叶片低温敏感度主要变异来自叶片间的差异，占总变异的 60.5%。其次，个体间的差异解释了 31.51%的比叶重变异，而对叶密度和低温敏感度变异的解释度较低，不足 10%（表 3）。

种群内个体间的差异不是种内总变异的第一来源，但 4 个功能性状在种群内个体的数据有一定的离散（图 1）。平均种群水平的变异系数分别为，比叶重 10.92%、叶密度 8.78%、低温敏感度 14.93%、F_v/F_m 2.06%。同一性状在不同种群的均值会有所不同，在种群间出现差异（图 1）。

2.2　纬度和温度对滇石栎叶片性状的影响

本次研究的 8 个取样地主要分布在东经 102°两侧（表 1），经度变化不大，但跨越 5 个纬度。4 个功能性状中，比叶重和 F_v/F_m 与纬度间在种

表 1　8 个采样点生境基本信息一览表

Table 1　Basic information about collection sites of Lithocarpus dealbatus

	屏边 PB	通海 TH	新平 XP	昆明 KM	武定 WD	会理 HL	德昌 DC	冕宁 MN
纬度 Latitude/°	N23.17	N24.10	N24.17	N24.93	N25.53	N26.50	N27.43	N28.63
经度 Longitude/°	E103.53	E102.75	E101.85	E102.60	E102.40	E102.08	E102.10	E102.25
样地海拔 Elevation/m	1400	2000	1950	2150	2250	2090	1978	2200
年均温 Mean annual temperature/℃	16.4	14.4	14.7	13.1	12.1	13.8	14.1	11.4
最冷月温 Coldest month temperature/℃	9.1	7.9	8	6.9	4.2	4.8	6.6	3.4
年降水 Mean annual Precipitation/mm	1621.4	870.3	952.7	1035.3	1008.6	1160	1049	1095

表 2　滇石栎叶片性状种内变异

Table 2　Intraspecific variation of Leaf mass per area (LMA), leaf density (LD), leaf frost sensitivity (LFS), and F_v/F_m statistics in the tree species *Lithocarpus dealbatus* growing in eight geographical locations

	N	均值 Mean	范围 Range	标准差 SE	变异系数 CV
比叶重 LMA（g/m^2）	240	126.97	72.19~171.18	20.27	15.97
叶密度 LD（kg/m^3）	240	485.92	259.44~693.78	86.13	17.73
低温敏感度 LFS/%	240	51.44	25.72~82.36	10.85	21.09
F_v/F_m	240	0.78	0.67~0.85	0.03	4.01

表3 滇石栎种内性状地点、植株和叶片间差异的嵌套方差分析结果

Table 3 The nested ANOVA on functional traits of *Lithocarpus dealbatus* across three nested scales: locations, individuals and leaves from eight locations

性状 Trait	来源 Source	总方差 Sum of square	*df*	平均方差 Mean square	*F*	Sig.	对种内变异贡献率 Percentage of total intraspecific variation/%
比叶重 LMA	种内地点间 Locations	135800.2	7	19400.04	160.42	0.000	43.40
	个体间 Individuals	133765.3	232	576.574	4.77	0.000	31.51
	叶片间 Leaves	58049.2	480	120.936			25.09
叶密度 LD	种内地点间 Locations	4031740	7	575962.9	248.21	0.000	67.15
	个体间 Individuals	1084717	232	4675.506	2.02	0.000	8.30
	叶片间 Leaves	1113842	480	2320.503			24.55
低温敏感度 LFS	种内地点间 Locations	42904.42	7	6129.204	49.08	0.000	32.06
	个体间 Individuals	39678.54	232	171.0282	1.37	0.002	7.45
	叶片间 Leaves	59946.03	480	124.888			60.49
F_v/F_m	种内地点间 Locations	0.248665	7	0.036	109.72	0.000	43.9
	个体间 Individuals	0.193224	232	0.000833	2.57	0.000	19.3
	叶片间 Leaves	0.15541	480	0.000324			36.8

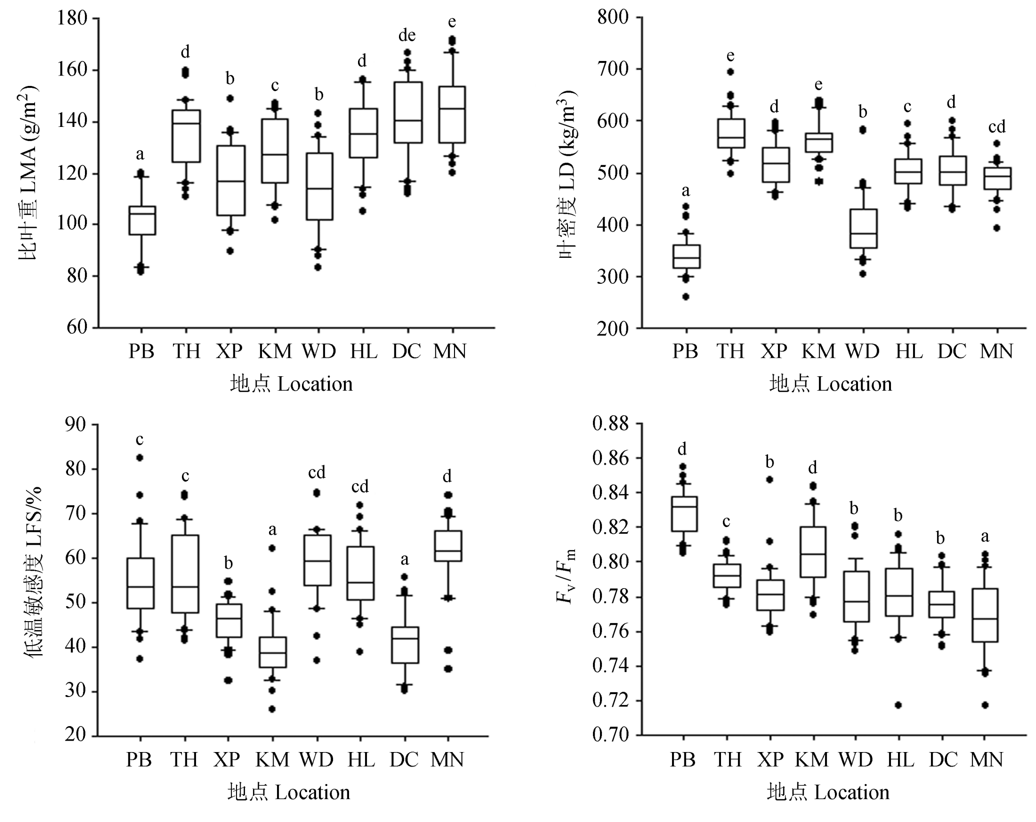


图1 不同地点叶片性状参数数值的箱点图

PB 屏边，TH 通海，XP 新平，KM 昆明，WD 武定，HL 会理，DC 德昌，MN 冕宁；平均值为水平横线代表，25%和75%的数据范围以箱和标准差表示，独立的园点代表极端数据。不相同字母表示地区间有效成分含量有显著性差异（$P<0.05$）

Fig. 1 Box-plots of leaf mass per area (LMA), leaf dry matter concentration (LD), leaf frost sensitivity (LFS), and F_v/F_m of the tree species *Lithocarpus dealbatus* growing in eight different locations—Pinbian (PB), Tonghai (TH), Xinping (XP), Kunming (KM), Wuding (WD), Huili (HL), DeChan (DC) and Mianning (MN). The medianvalues are represented by the horizontal line, quartiles (25 and 75% percentiles) by boxes with error bars. Extreme data values are plotted with individual markers. Different letters denote significantly differernce between areas at $P<0.05$

群水平表现出显著地相关（$R=0.758$，$P=0.029$；$R=-0.774$，$P=0.024$）。比叶重是分布区最南边屏边种群的最低（102.11 g/m^2），随生长地纬度增加有升高的趋势（图2），最北边德昌和冕宁种群的最高，分别为140.50 g/m^2和144.56 g/m^2。在种群水平上，纬度的变化可解释约60%的比叶重的变异（$P=0.028$）。叶密度最南边屏边种群的最低（339.39 kg/m^3），同样位于南部的通海种群的最高（576.11 kg/m^3），但在种群水平上与纬度没有相关性（$P=0.696$）。叶片的F_v/F_m为最南边屏边种群的最高（0.8298），最北边冕宁种群最低（0.7730），随生长地纬度增加逐渐降低（图2），纬度变化可解释约60%的变化（$P=0.016$）。表示低温敏感度的低温处理细胞流失率的最高值出现在最北边冕宁种群和北部的武定种群，分别为60.6%和58.6%，最低值出现在中部昆明种群和北部的德昌种群，分别为39.4%和41.2%。低温敏感度与生境纬度没有表现出相关性（$P=0.121$）。

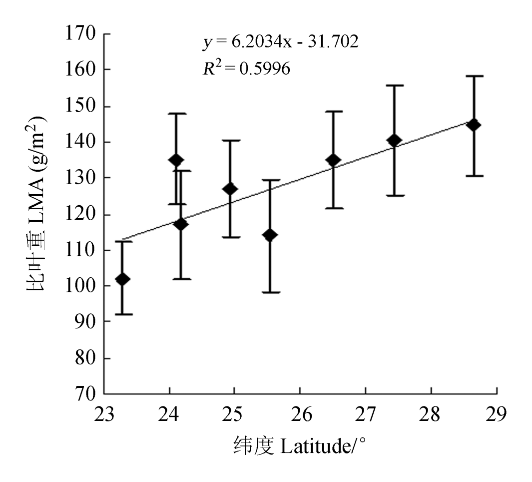
滇石栎的8个不同纬度采样地点的年均气温存在不同（表1），4个叶片功能性状随生境气温表现出有规律的变化（图3）。叶片的比叶重与生境气温呈显著的负相关关系（$R=-0.436$，$P=0.000$），生境气温变化可解释46.3%的叶片比叶重的变化（$P=0.000$）（图3）。生境气温与叶片的F_v/F_m有显著的正相关关系（$R=0.591$，$P=0.000$），生境气温变化可解释54.4%的叶片F_v/F_m的变化（$P=0.000$）（图3）。叶密度和低温敏感度与生境温度的关系较复杂，生境气温在11 ℃~14 ℃范围随温度升高，叶片的干物质密度逐渐升高，叶片的低温敏感度逐渐下降；生境气温超过14 ℃后，随温度升高，叶密度逐渐下降，叶片的低温敏感度逐渐升高。叶密度随生境气温呈开口向下的抛物线变化（$P=0.000$），温度变化可解释56.9%叶密度的变化（图3）。叶片的低温敏感度随生境气温呈开口向上的抛物线变化（$P=0.000$），温度变化可解释30.2%低温敏感度的变化（图3）。

2.3　叶片性状间的相关性分析

在8个地点的所有个体水平上4个叶片功能性状间，有3对间存在显著或极显著的相关性（表4）。但在一个地点的种群内个体水平上，性状间会表现出不同的关系。通海、新平、会理和德昌种群的4个功能性状间没有相关关系，屏边、武定和冕宁种群只有叶密度与比叶重有相关关系，昆明种群比叶重与叶密度和F_v/F_m存在相关关系。当把没有相关性的通海和德昌种群合并分析，叶密度与比叶重和F_v/F_m以及低温敏感度与F_v/F_m间又表现出了显著的相关关系，相关系数分别为0.372、0.453和0.385（$P=0.003$，0.000，0.002）。

2.4　种群间4个功能性状的主成分分析

4个功能性状在分布区内的空间变化方式各自不同，利用主成分分析法将4个性状压缩到2个轴上（图4）。第一主成分解释了总变异的55.4%，主要包含比叶重、叶密度和F_v/F_m的变异。



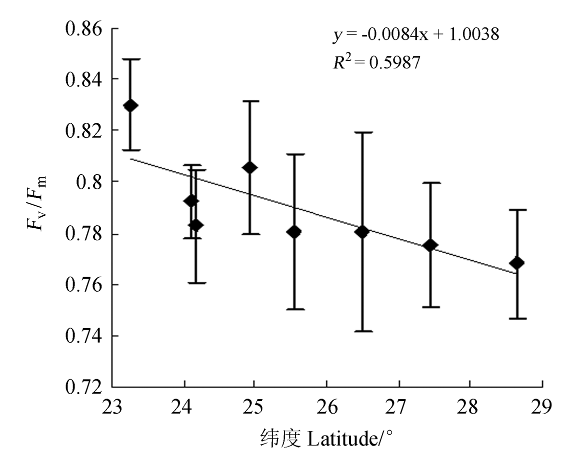


图2　8个生境纬度与叶片比叶重和F_v/F_m的回归分析

Fig. 2　Regression of leaf mass per area (LMA) and F_v/F_m of the tree species *Lithocarpus dealbatus* against the latitude of the locations

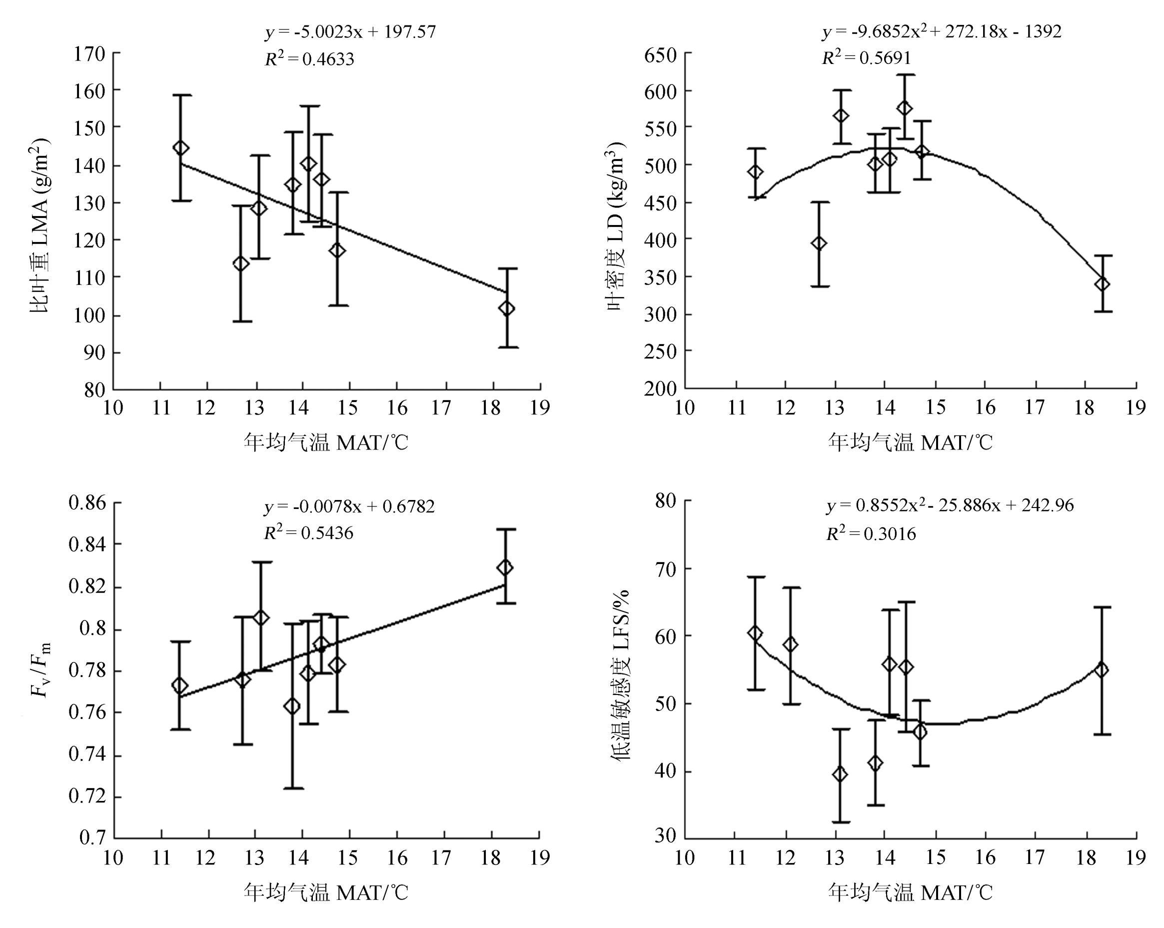


图 3 8 个生境气温与叶片性状的回归分析

Fig. 3 Regression of leaf mass per area (LMA), leaf dry matter concentration (LD), leaf frost sensitivity (LFS), and F_v/F_m of the tree species Lithocarpus dealbatus against mean annual temperature (MAT)

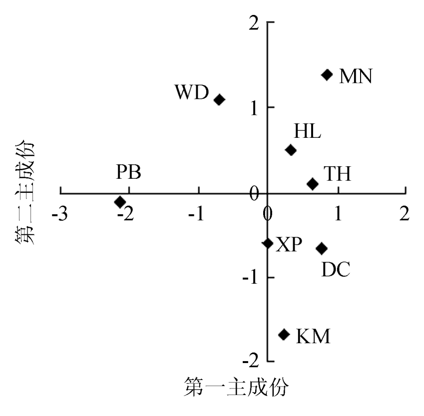


图 4 滇石栎 8 个地点种群叶片 4 个功能性状的主成分分析

PB 屏边；TH 通海；XP 新平；KM 昆明；WD 武定；

HL 会理；DC 德昌；MN 冕宁

Fig. 4 Principal component analysis (PCA) for 4 functional traits of leaves of *Lithocarpus dealbatus* growing in eight different locations——Pinbian (PB), Tonghai (TH), Xinping (XP), Kunming (KM), Wuding (WD), Huili (HL), DeChan (DC) and Mianning (MN)

表 4 8 地点种内所有个体性状间的总相关性系数

Table 4 Correlation among leaf mass per area (LMA), leaf dry matter concentration (LD), leaf frost sensitivity (LFS), and F_v/F_m of the tree species *Lithocarpus dealbatus* growing in eight different locations

	叶密度 LD	低温敏感度 LFS	F_v/F_m
比叶重 LMA	0.6638 **	0.1181	−0.2611 **
叶密度 LD		−0.0848	−0.2631 **
低温敏感度 LFS			−0.1014

第二主成分解释了总变异的 32.9%，主要包含低温敏感度的变异。8 个种群中，没有一个种群比其它更显著地靠近两轴的中心。最南和最北的两个边缘种群分布在第一主成分轴的两端。作为最接近纬度分布中央的武定种群，并不是最靠近两轴中心（种内平均值）的。

3 讨论

我们在滇石栎分布区从最南边缘到最北边缘 400 km 范围内，分别选取了 8 个地点的不同滇石栎种群。8 个实验点的气候从南亚热带气候到北亚热带气候，生境的气温和降水都有相当的差异（表 1）。我们测定的滇石栎叶片比叶重、叶密度、低温敏感度和 F_v/F_m 4 个功能性状都存在显著的种内变化，种内总的变异系数在 4%～21%之间。叶片比叶重的变异最大，F_v/F_m 最小。比叶重的种内总的变异系数为 16.0%，低于智利安第斯山的广布落叶植物 *Nothofagus pumilio* 和 *Embothrium coccineum*（分别为 21.1%、26.5%）（Fajardo 和 Piper，2010；Souto 等，2009）。滇石栎和安第斯山 2 个树种的叶片比叶重的种内变异没有超过 30%，都显著地低于北半球常绿阔叶树种叶片比叶重的种间变异（54.6%）（Hallik 等，2009）和世界范围叶片比叶重的种间总变异（86.7%）（Wright 等，2004）。

滇石栎功能性状在不同地点的种群间，同一种群的不同个体间以及同一个体不同叶片都会出现差异。种群、个体和叶片间功能性状的差异对总的种内变异都有影响，但它们对不同功能性状的总变异贡献程度却有所不同（表 2）。我们研究的 4 个性状中，比叶重、叶密度和 F_v/F_m 的种内总变异源主要来自种群间的差异，叶片低温敏感度的主要来自叶片间的差异，个体间的差异是比叶重变异第二来源。Cornelissen 等（2003）提出了世界范围植物功能性状采样方法，推荐叶片功能性状的采用为 10 棵植株，每株 2 片叶片。从我们的结果来看，这样的采样难于反映物种水平叶片功能性状的基本特征。

滇石栎的自然分布区从最南边到最北边，跨越了 5 个纬度。4 个功能性状中，比叶重和 F_v/F_m 与纬度间表现出一定的相关性（图 2）。但纬度变化不是直接影响包括植物在内的生物的生命活动，而是通过温度和降水等气象因子的变化间接地影响植物功能性状的种内变异。我们没有各种群生境的气候数据，只能以最近的气象站的气象数据并通过海拔校正值代表生境的年均气温数值。研究发现，比叶重、叶密度、低温敏感度和 F_v/F_m 4 个叶片功能性状都表现出随生境气温变化而有规律的变化（图 3）。滇石栎种内叶片比叶重与生境年均气温呈负相关，这与常绿物种种间比叶重与生境年均气温的关系一致（Wright 等，2005）。研究结果进一步说明，热量梯度对植物功能性状的种内变异和种间变异均具有很强的控制作用。

叶密度（Leaf dry matter concentration，LD）在研究中应用不多，因为有些叶片的体积不易测量。大多数研究者以容易测量的叶干物质含量（单位饱和鲜重的干重，Leaf dry matter content，LDMC）替代。有研究表明，在种间比较时可用干物质含量，而在种内水平比较或要更精准地了解叶片变化时，需直接测量叶密度（Shipley 和 Vu，2002）。叶片干物质密度和含量与植物的生长和生存状态有重要联系（Garnier 等，2001；Shipley 和 Vu，2002），是反映植物资源利用对策的主要指标（Garnier 等，2001）。低的叶密度和含量代表生物量快速生产对策，而高的叶密度则是资源有效保护对策（Grime 等，1997；Poorter 和 Garnier，1999；Ryser 和 Urbas，2000）。生物量快速生产对策的物种在资源丰富的生境有利，资源有效保护对策物种在资源相对匮缺的生境有利。8 个种群叶片的叶密度南边屏边种群的最低，植株更偏向于生物量快速生产对策。北边种群的叶密度比南边的高，植株偏向于资源有效保护对策，北部边缘与南边相比生境出现了资源限制或胁迫。

在 4 个性状中，F_v/F_m 值的种内变异最小，变异系数仅为 4.0%。F_v/F_m 在高等维管束植物中的正常值在 0.75～0.84，低的 F_v/F_m 是植物受到胁迫的指标（Demmig-Adams 和 Adams，1992）。滇石栎分布区从南到北的 8 个种群的 F_v/F_m 数值均在正常值范围内，分布区南和北边缘种群也没有表现出受到生境胁迫的现象。但北边冕宁种群 F_v/F_m 的值已接近正常值的下限，最南边屏边种群接近正常值的上限。滇石栎种内变异范围已覆盖了正常条件下微管束植物的可能变化的范围。只要处在自己分布区内的种群，其 F_v/F_m 值都会落在此范围内，种间可能不会出现显著的差异。因此，F_v/F_m 不宜作为种间比较的功能性状。

通常高纬度地区气温低于低纬度，阻止物种向北分布与低温有关。滇石栎分布区北部边缘的四川冕宁的年均温和最冷月均为最低（表 1），

冕宁种群却表现出对-8 ℃极端低温敏感（图 1），耐霜能力最差。对最强的低温耐受能力出现在分布区中部的昆明种群，种群的耐霜能力与生境低温表现出了不一致性。本研究中低温敏感性测定是潜在的敏感性或耐受能力，这样的抗性不仅与生境的低温有关，还与生境的综合优劣状态以及植株的综合健康状态有关。

滇石栎叶片的 4 个功能性状表现出显著的种内变化，这些变化与纬度和气温都表现出一定的相关关系。这表明，物种的分布区内生境不是一致的，物种要对生境不同作出适应性变化，功能性状的变化就是适应性变化的表现或反应形式之一。每个物种都有一定的适应幅度，在功能性状方面它们的变化也是有限的。我们的研究以及以往种内功能性状变化的研究都显示，功能性状的种内变异系数没有超过 30%。而功能性状的种间变异系数可高达 95%（Hallik 等，2009）。

8 个调查种群中，分布区最南和最北边缘 2 个种群的叶功能性状表现出特殊性（图 3）。冕宁种群叶片较低的抗低温能力和接近生境胁迫状态的 F_v/F_m 数值说明该种群的生境条件不如分布区其它种群生境条件优越，阻止该种向北分布的原因可能是气候等物理环境胁迫。最南边屏边种群具有最高的光能转换效率，其 F_v/F_m 数值接近正常范围的上限；同时种群植株叶密度较低，植株更偏向于生物量快速生产对策。滇石栎不能向更南区域分布可能不是由于资源限制或胁迫，而可能是受生物因素，如竞争的限制。

8 个调查种群的 4 个性状的主成份分析结果显示，没有一个是显著地比其它种群更靠近中心（图 4）。一个物种的功能性状的数值特征，只从一个种群取样是不够的。最南和最北的两个边缘种群分布在第一主成分轴的两端（图 4），边缘种群叶片的功能性状表现出一定的特殊性。当取样数量有限时，应避免在其分布区边缘地带取样，但处于分布中心的种群不一定是最具代表性的。

除叶片的 F_v/F_m，我们研究中比叶重、叶密度和低温敏感度的种内总的变异系数为 16%～21%。其中比叶重的种内变化范围是 72.19～171.18 g/m^2，世界范围的种间变化为种内的变化为 14～1 500 g/m^2（Wright 等，2005）。滇石栎的种内变化相当于世界范围的种间变化的约 7%。滇石栎叶片 4 个功能性状的种内变化的研究结果支持：种内变异是不能被忽视，如果在获取物种功能性状数值时取样不当，会导致性状间的关系以及沿环境梯度种类性状的变化表现出不同的变化模式（Cianciaruso 等，2009；Hulshof 和 Swenson，2010；Messier 等，2010）。

〔参　考　文　献〕

吴宁，罗鹏译（Körner C，1999），2009. 高山植物功能生态学（Alpine Plant Life：Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems）［M］. 北京：科学出版社，18—21

徐永春，1990. 云南树木图志［M］. 昆明：云南科技出版社，497

Alonso C，Herrera CM，2001. Patterns made of patterns：variation and covariation of leaf nutrient concentrations within and between populations of *Prunus mahaleb*［J］. *New Phytologist*，**150**：629—640

Albert CH，Thuiller W，Yoccoz NG *et al.*，2010. Intraspecific functional variability：extent，structure and sources of variation［J］. *Journal of Ecology*，**98**：604—613

Cianciaruso MV，Batalha MA，Gaston KJ *et al.*，2009. Including intraspecific variability in functional diversity［J］. *Ecology*，**90**：81—89

Chuine I，2010. Why does phenology drive species distribution?［J］. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*，**365**：3149—3160

Cordell S，Goldstein G，Mueller-Dombois D *et al.*，1998. Physiological and morphological variation in *Metrosideros polymorpha*，a dominant Hawaiian tree species，along an altitudinal gradient：the role of phenotypic plasticity［J］. *Oecologia*，**113**：188—196

Cornelissen JHC，Lavorel S，Garnier E *et al.*，2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide［J］. *Australian Journal of Botany*，**51**：335—380

Demmig-Adams B，Adams WW，1992. Photoprotection and other responses of plants to high light stress［J］. *Annual Review of Plant Biology*，**43**：599—626

Diaz S，Cabido M，2001. Vive la difference：plant functional diversity matters to ecosystem processes［J］. *Trends in Ecology & Evolution*，**16**：646—655

Diaz S，Hodgson，JG，Thompson K *et al.*，2004. The plant traits that drive ecosystems：Evidence from three continents［J］. *Journal of Vegetation Science*，**15**：295—304

Diaz S，Lavorel S，Bello DF *et al.*，2007. Land change science special feature：incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments［J］. *Proceeding of the National Academy of Sciences*，*USA*，**104**：20684—20689

Fajardo A，Piper FI，2011. Intraspecific trait variation and covariation in a widespread tree species（*Nothofagus pumilio*）in southern

Chile [J]. *New Phytologist*, **189**: 259—271

Falsenstein J, 1985. Phylogenies and the comparative method [J]. *The American Naturalist*, **125**: 1—15

Garnier E, Shipley B, Roumet C *et al.*, 2001. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content [J]. *Functional Ecology*, **15**: 688—695

Grime JP, Thompson K, Hunt R *et al.*, 1997. Integrated screening validates primary axes of specialization in plants [J]. *Oikos*, **79**: 259—281

Guisan A, Thuiller W, 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models [J]. *Ecology Letters*, **8**: 993—1009

Hallik L, Niinemets U, Wright IJ, 2009. Are species shade and drought tolerance reflected in leaf-level structural and functional differentiation in Northern Hemisphere temperate woody flora [J]. *New Phytologist*, **184**: 257—274

Hulshof CM, Swenson NG, 2010. Variation in leaf functional trait values within and across individuals and species: an example from a Costa Rican dry forest [J]. *Functional Ecology*, **24**: 217—223

Lavorel S, McIntyre S, Landsberg J *et al.*, 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance [J]. *Trends in Ecology and Evolution*, **12**: 474—478

McGill BJ, Enquist BJ, Weiher E *et al.*, 2006. Rebuilding community ecology from functional traits [J]. *Trends in Ecology and Evolution*, **21**: 178—185

Messier J, McGill BJ, Lechowicz MJ, 2010. How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology [J]. *Ecology Letters*, **13**: 838—848

McIntyre S, Lavorel S, Landsberg J *et al.*, 1999. Disturbance response in vegetation 2 towards a global perspective on functional traits [J]. *Journal of Vegetation Science*, **10**: 621—630

Poorter H, Garnier E, 1999. Ecological significance of inherent variation in relative growth rate and its components [A] // Pugnaire FI, Valladares F eds., *Handbook of Functional Plant Ecology* [M]. New York: Marcel Dekker, 81—120

Poorter H, Niinemets U, Poorter L *et al.*, 2009. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis [J]. *New Phytologist*, **182**: 565—588

Reich PB, Wright IJ, Cavender BJ *et al.*, 2003. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies [J]. *International Journal of Plant Sciences*, **164**: 143—164

Ryser P, Aeschlimann U, 1999. Proportional dry-mass content as an underlying trait for the variation in relative growth rate among 22 Eurasian populations of *Dactylis glomerata* s. l. [J]. *Functional Ecology*, **13**: 473—482

Ryser P, Urbas P, 2000. Ecological significance of leaf life span among Central European grass species [J]. *Oikos*, **91**: 41—50

Shipley B, Vu TT, 2002. Dry matter content as a measure of dry matter concentration in plants and their parts [J]. *New Phytologist*, **153**: 259—264

Sokal RR, Rohlf FJ, 2001. *Biometry: The Principles and Practice of Statistics in Biological Research* (Third edition) [M]. New York: W. H. Freeman and Company, 272—320

Souto CP, Premoli AC, Reich PB, 2009. Complex bioclimatic and soil gradients shape leaf trait variation in *Embothrium coccineum* (Proteaceae) among austral forests in Patagonia [J]. *Revista Chilena de Historia Natural*, **82**: 209—222

Thuiller W, Lavorel S, Midgley G *et al.*, 2004. Relating plant traits and species distributions along bioclimatic gradients for 88 Leucadendron taxa [J]. *Ecology*, **85**: 1688—1699

Violle C, Navas ML, Vile D *et al.*, 2007. Let the concept of trait be functional [J]. *Oikos*, **116**: 882—892

Westoby M, Wright IJ, 2006. Land-plant ecology on the basis of functional traits [J]. *Trends in Ecology and Evolution*, **21**: 261—268

Wright IJ, Ackerly DD, Bongers F *et al.*, 2007. Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation in seven Neotropical forests [J]. *Annals of Botany*, **99**: 1003—1015

Wright IJ, Reich PB, Cornelissen J *et al.*, 2005. Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate [J]. *Global Ecology and Biogeography*, **14**: 411—421

Wright IJ, Reich PB, Westoby M *et al.*, 2004. The worldwide leaf economics spectrum [J]. *Nature*, **428**: 821—827